

## Structure des perforations des éléments de vaisseaux dans le genre *Hieronyma* Allem. (*Euphorbiaceæ*)

B. GIRAUD

**Résumé :** Les cloisons terminales d'un élément de vaisseau présentent des perforations dont la nature varie en fonction de critères taxonomiques ou phylogéniques. Dans cette note les différents types de perforations observés dans le genre *Hieronyma* Allem. (*Euphorbiaceæ*) sont décrits. Leurs pourcentages respectifs ont été calculés et leur signification sur le plan évolutif commentée. L'accent est mis sur la présence de perforations de type inhabituel qui ont été étudiées en microscopie électronique.

**Summary :** In the present study different and peculiar types of perforations plates of the vessel elements observed in the wood of *Hieronyma* Allem. (*Euphorbiaceæ*) are described. Their respective proportion has been evaluated and their significance on the evolutive plane are discussed. The observations were made using scanning electron microscopy.

*Bernadette Giraud, Laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre & Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris, France.*

Une étude en cours sur les structures ligneuses des *Euphorbiaceæ*, nous a conduit à considérer, en particulier, l'aspect des perforations des éléments de vaisseaux. Ce caractère, important en systématique comme en phylogénie, pourrait se révéler également un indicateur des conditions écologiques, si nous nous reportons aux travaux récents de VAN VLIET (1976), BAAS (1976) et DICKINSON (1979).

Dans une famille dont la complexité pose encore bien des problèmes sur le plan de l'anatomie du bois, ce caractère doit être étudié de façon très détaillée.

Chez les *Euphorbiaceæ*, la perforation simple est le type de perforation le plus fréquemment observé ; cependant les perforations de type scalariforme, réticulé et scalariforme-réticulé s'y trouvent très largement représentées, notamment dans le genre *Hieronyma* Allem. auquel cet article est plus particulièrement consacré.

Nous y avons observé, en dehors des types classiques, des types de perforations particuliers dont la présence est sporadique dans les bois de Dicotylédones.

Des formes d'aspect comparable ont été signalées pour certains genres de familles très différentes telles que les  *Icacinacées* (BAILEY & HOWARD, 1941), les *Rubiaceæ*, les *Violacées* ou encore les *Fagacées* (MEYLAN & BUTTERFIELD, 1975). Au cours d'une étude portant sur les bois de la Nouvelle-Zélande, MEYLAN & BUTTERFIELD dressent une liste récapitulative des familles parmi lesquelles peuvent se présenter ces formes particulières de perforations.

Date de publication : 30.06.1981.

Les auteurs considèrent ces types de perforation comme des étapes de transition dans la séquence évolutive partant des formes primitives et aboutissant à la forme plus évoluée de la perforation simple. Peut-on envisager cette possibilité concernant les espèces du genre *Hieronyma* Allem. étudiées ici ?

#### MATÉRIEL ET MÉTHODE

Ce genre est rattaché aux Euphorbiacées-Phyllanthées-Antidesminées (ENGLER, 1931).

Le matériel étudié provient des collections de bois du Centre Technique Forestier Tropical de Nogent-sur-Marne (France).

Échantillons observés : *Hieronyma alchorneoides* Allem., CTFT 23169, Venezuela ; CTFT 14063, Panama ; CTFT 8279, Équateur ; *H. andina* Pax & Hoff., CTFT 23538, Équateur ; *H. asperifolia* Pax & Hoff., CTFT 8280, 23508, Équateur ; *H. caribæa* Urb., CTFT 10605, Trinidad ; *H. chocoensis* Cuatr., CTFT 22081, 21312, Équateur ; *H. laxiflora* (Tul.) Muell. Arg., CTFT 4480, Surinam ; CTFT 9362, 9670, 9388, 16431, Guyane.

Les données quantitatives ont été obtenues à partir de dissociations effectuées selon la méthode de FRANKLIN. Les éléments de vaisseaux prélevés des dissociations ont été examinés au microscope électronique à balayage.

Le nombre de mesures a été fixé à 20 pour calculer la moyenne des longueurs des fibres et des éléments de vaisseaux. Les relevés des types de perforation sont basés sur un minimum de 100 comptages.

#### RÉSULTATS — DISCUSSION

En accord avec BAILEY (1944) nous constatons que la variation spécifique du nombre des divers types de perforation est effective. Le tableau I met en évidence cette variation, mais fait ressortir de même une variation intra-spécifique non négligeable due à l'échantillonnage (diversité des provenances et des conditions climatiques).

Nous avons pu observer sept principaux types de perforations :

a) *Des perforations simples.*

b) *Des perforations scalariformes* : En raison de la variation du nombre des barres, nous avons été amené à établir trois classes consécutives regroupant [1 à 5 barres], [6 à 10 barres] et [10 à 20 barres]. Nous n'avons pas rencontré de perforations comportant plus de 17 barres. Au niveau du genre la fréquence maximale est celle de la première classe. Le bois de *Hieronyma* est donc relativement évolué. La représentation graphique des différents nombres de barres, exprimés en fonction de leur fréquence respective, montre effectivement que la majorité des grilles ne comporte qu'un petit nombre de barres. Cette courbe d'ajustement établie pour l'échantillon de *Hieronyma andina* représente une fonction mathématique dont l'équation est de la forme  $Y = \beta e^{\alpha x}$  (fig. 1). Précisons bien qu'il est impossible de généraliser cette tendance, qui n'est, à ce stade d'étude, qu'une caractéristique d'une espèce très précise.

c) *Des perforations réticulées* : Elles sont en nombre plus réduit et les mailles de la réticulation sont assez lâches.

TABLEAU I

ESPÈCES ET ÉCHANTILLONS	POURCENTAGES DE PERFORATIONS DE TYPE :									
	Simple	% Total	Scalariforme			Réticulé	1/2 Scal. 1/2 Rét.	Perf. de transition		Perf. groupées
			Nbr. de barres 1 à 5	6 à 10	10 à 20			Scal.	Rét.	
<i>H. alchorneoides</i>										
23169	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14063	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8279	58,27	27,34	2,88	15,11	9,35	0,72	2,16	5,76	5,76	0
<i>H. andina</i>										
23538	52,53	24,68	19,62	4,43	0,63	0,63	1,27	17,09	1,90	1,90
<i>H. asperifolia</i>										
23508	89,66	0,70	0,35	0,35	0	0	0	0,35	0	0
8280	93,46	4,68	0,94	3,74	0	0	0,94	0,94	0	0
<i>H. caribæa</i>										
10695	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. chocoensis</i>										
21312	84,09	0	0	0	0	0	0	15,91	0	0
22081	98,21	1,79	1,79	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. laxiflora</i>										
4480	96,02	2,85	1,71	0,57	0,57	0	0,57	0,57	0	0
9362	82,76	13,79	13,79	0	0	0	0	3,41	0	0
9388	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9670	70,21	23,41	19,15	4,26	0	0	0	6,38	0	0
16431	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0

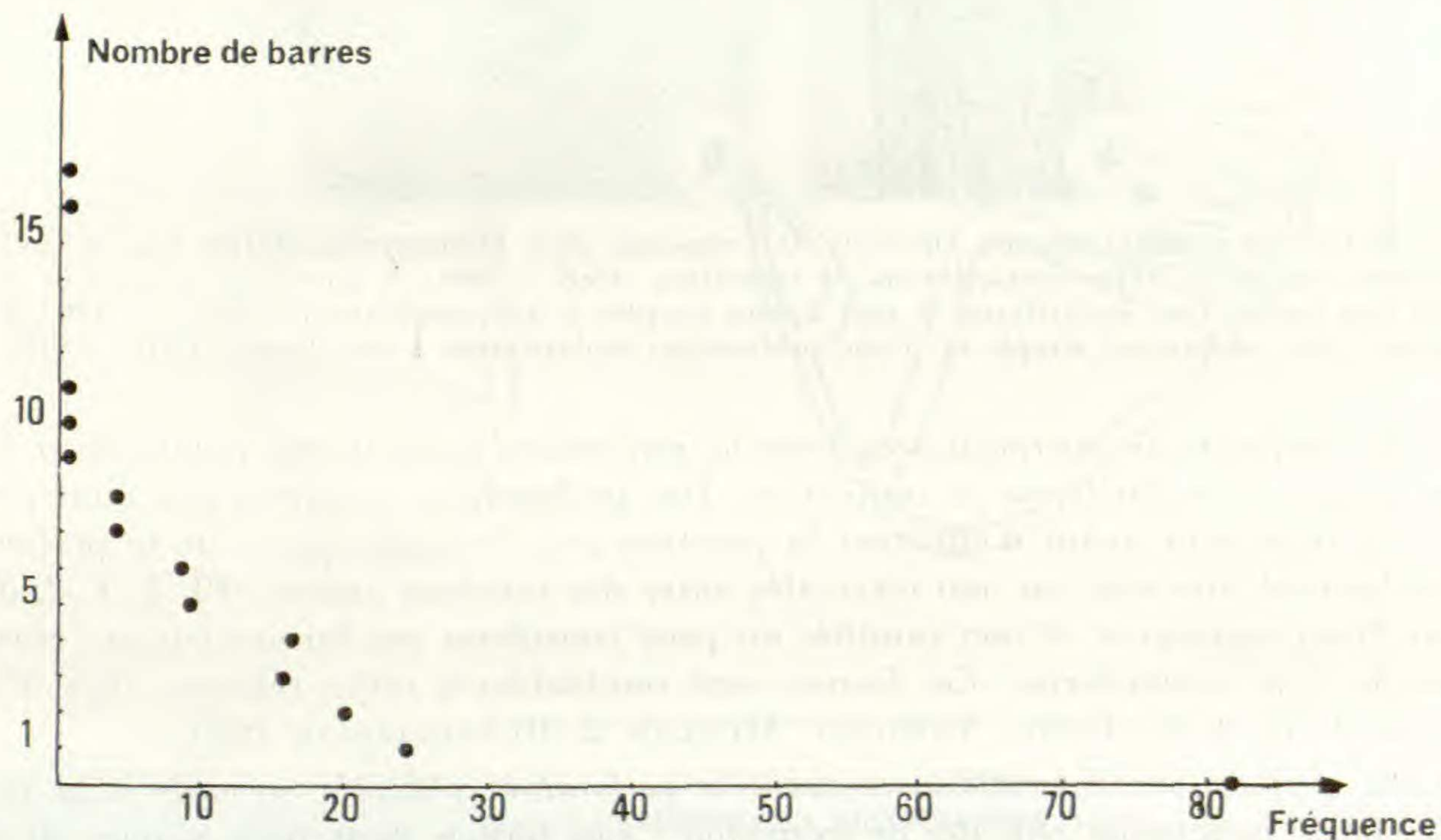
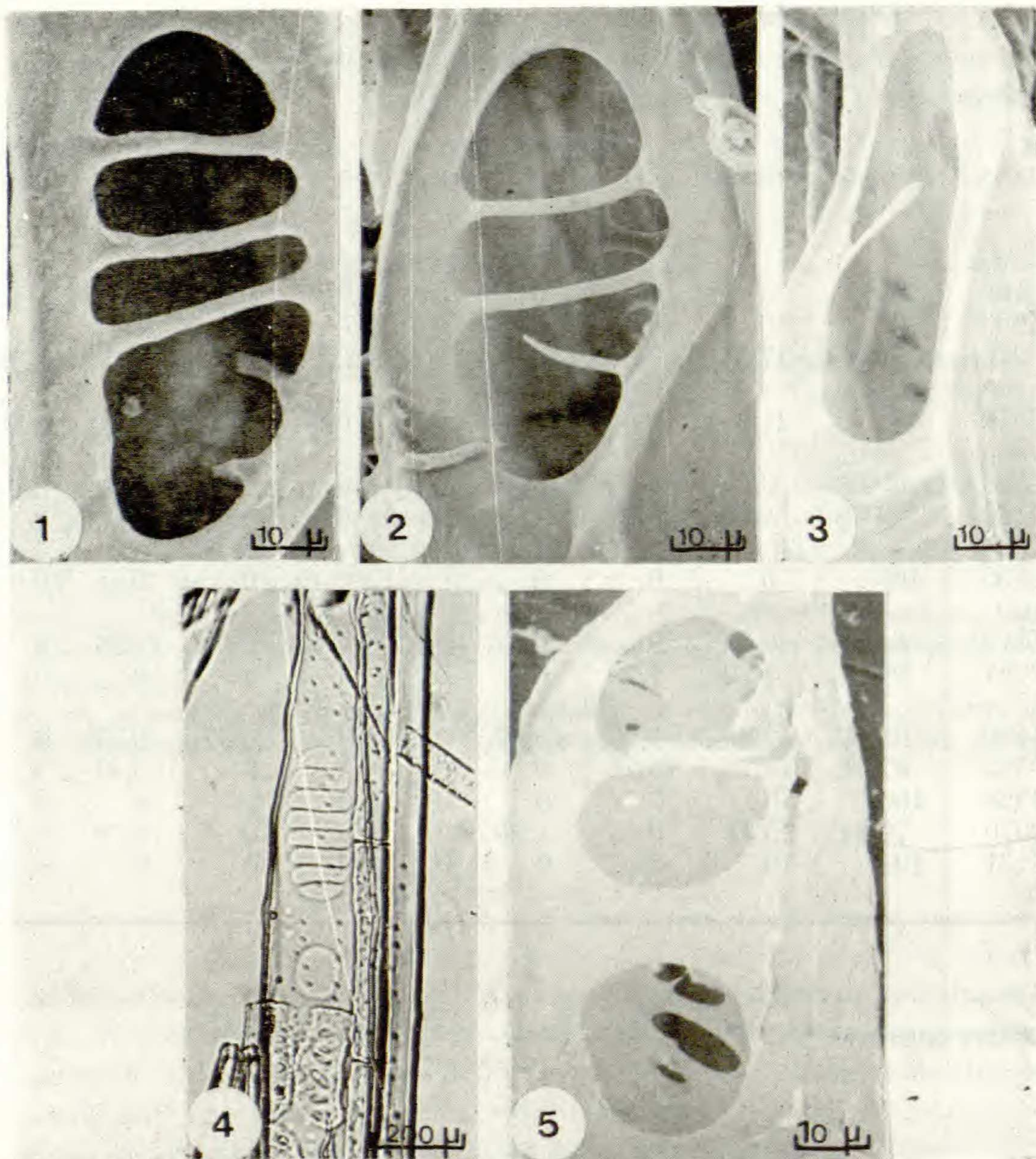


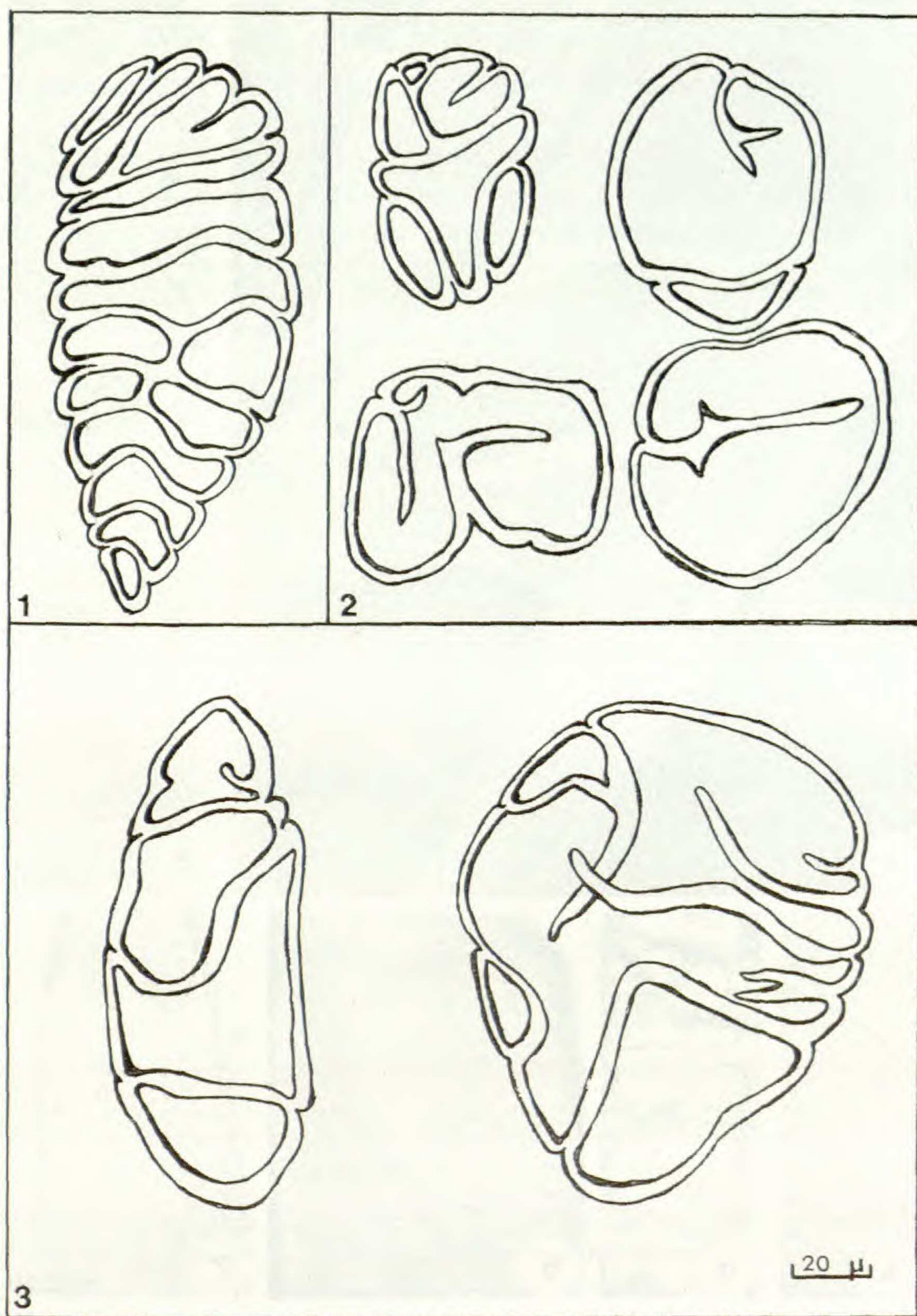
FIG. 1. — Diagramme exprimant la fréquence des nombres de barres des perforations scalariformes chez *Hieronyma andina* Pax & Hoff.



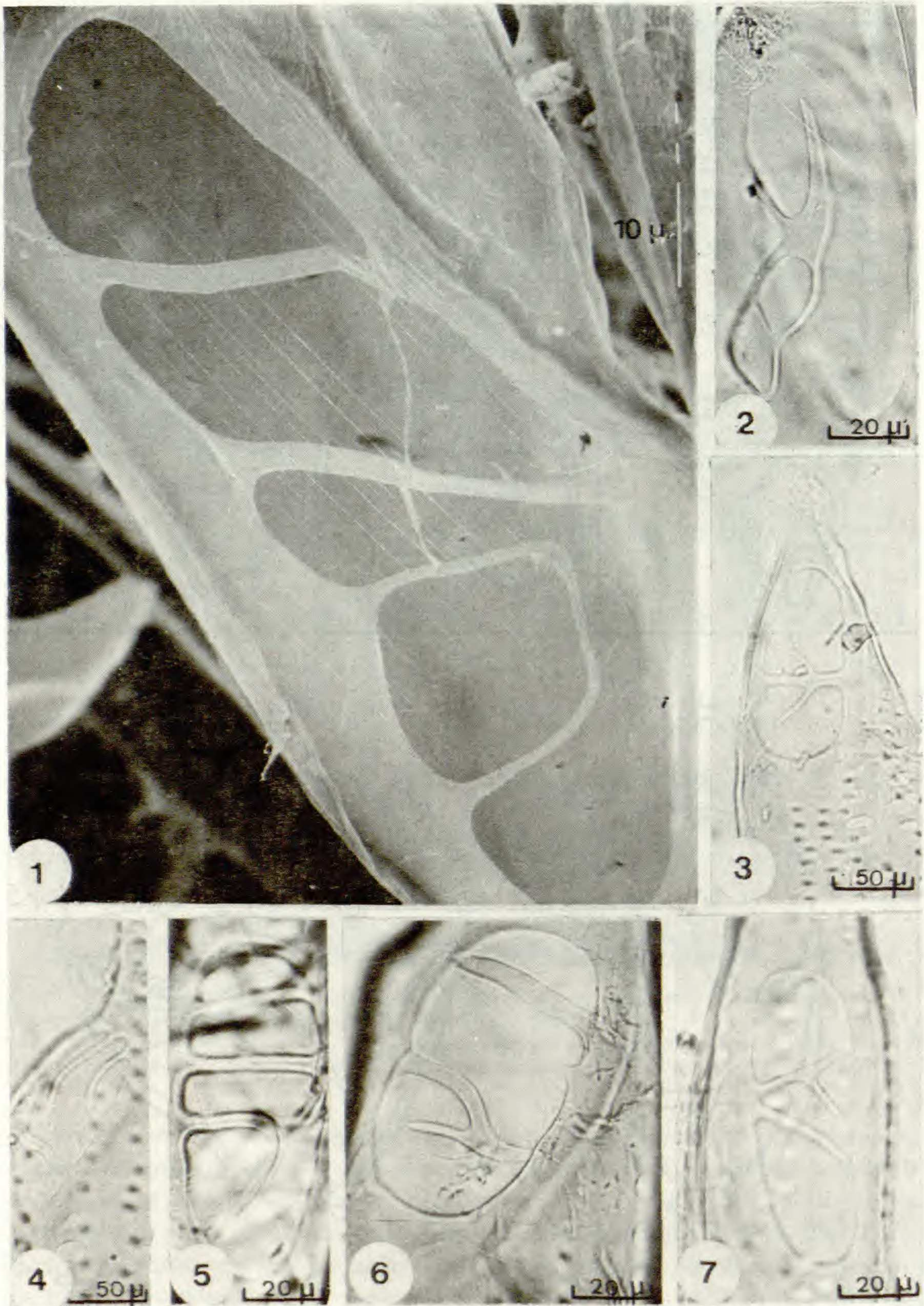
Pl. 2. — Détail des perforations des éléments de vaisseaux chez **Hieronyma andina** Pax & Hoff. : 1-3, différents aspects de types scalariformes de transition, *MeB*  $\times$  800 ; 4, un même élément de vaisseau porte une perforation scalariforme à sept barres couplée à une perforation simple,  $\times$  130 ; 5, autre couple d'une perforation simple et d'une perforation scalariforme à une barre, *MeB*  $\times$  800.

d) *Des perforations intermédiaires entre la perforation scalariforme habituelle et la perforation simple = scalariforme de transition* : Des perforations scalariformes dont certains échelons se terminent avant d'effectuer la jonction avec le bord opposé de la perforation. Échelons partiels qui sont ou non intercalés entre des échelons entiers (Pl. 2, 1, 2, 3). Ces échelons étant rectilignes et non ramifiés on peut considérer ces formes comme étant des dérivées du type scalariforme. Ces formes sont semblables à celles relevées chez *Melictys ramiflorus* J. R. & G. Forst., Violacées (MEYLAN & BUTTERFIELD, 1973).

e) *Des perforations intermédiaires entre la perforation réticulée normale et la perforation simple = perforation réticulée de transition* : Les formes dont nous venons de parler au paragraphe (d) présentent toutes des barreaux rectilignes d'apparence classique, mais



Pl. 3. — 1, perforation réticulée-scalariforme chez *Hieronyma laxiflora* Muell. Arg. (éch. n° 4480) ; 2, perforations réticulées de transition chez *Hieronyma alchorneoides* Allem. (éch. n° 8279) ; 3, perforations réticulées de transition chez *Hieronyma chocoensis* Cuatr. (éch. n° 21312).



Pl. 4. — Détail des perforations des éléments de vaisseaux chez *Hieronyma andina* Pax & Hoff. : 1-7, différents aspects des formes dérivées du type réticulé. (1, *MeB*  $\times$  1300 ; 3, 4  $\times$  130 ; 2, 5, 6, 7  $\times$  340).

il existe d'autres perforations dont les barres dessinent des sortes de ramifications (Pl. 4, 3, 6, 7). On peut avoir également des anneaux rattachés indifféremment sur un des bords latéraux (Pl. 3, 2, 3; Pl. 4, 1, 4) ou raccordés directement à une des barres transversales (Pl. 4, 2). Nous pourrions donner ainsi toute une série de descriptions tant les formes sont variées (Pl. 3, 2, 3). Ces types de perforations sont à rapprocher du type réticulé.

f) *Des perforations semi-réticulées et semi-scalariformes* (Pl. 3, 1).

g) *Des perforations groupées* : Dans le cas précis où un élément de vaisseau est mis en continuité avec plusieurs autres, cet élément porte un nombre correspondant de demi-cloisons perforées. Ce type de perforation est plus rare dans le genre *Hieronyma* ; nous l'avons observé seulement chez *H. andina*. Ces perforations sont soit de même type, soit de types différents (Pl. 2, 4, 5).

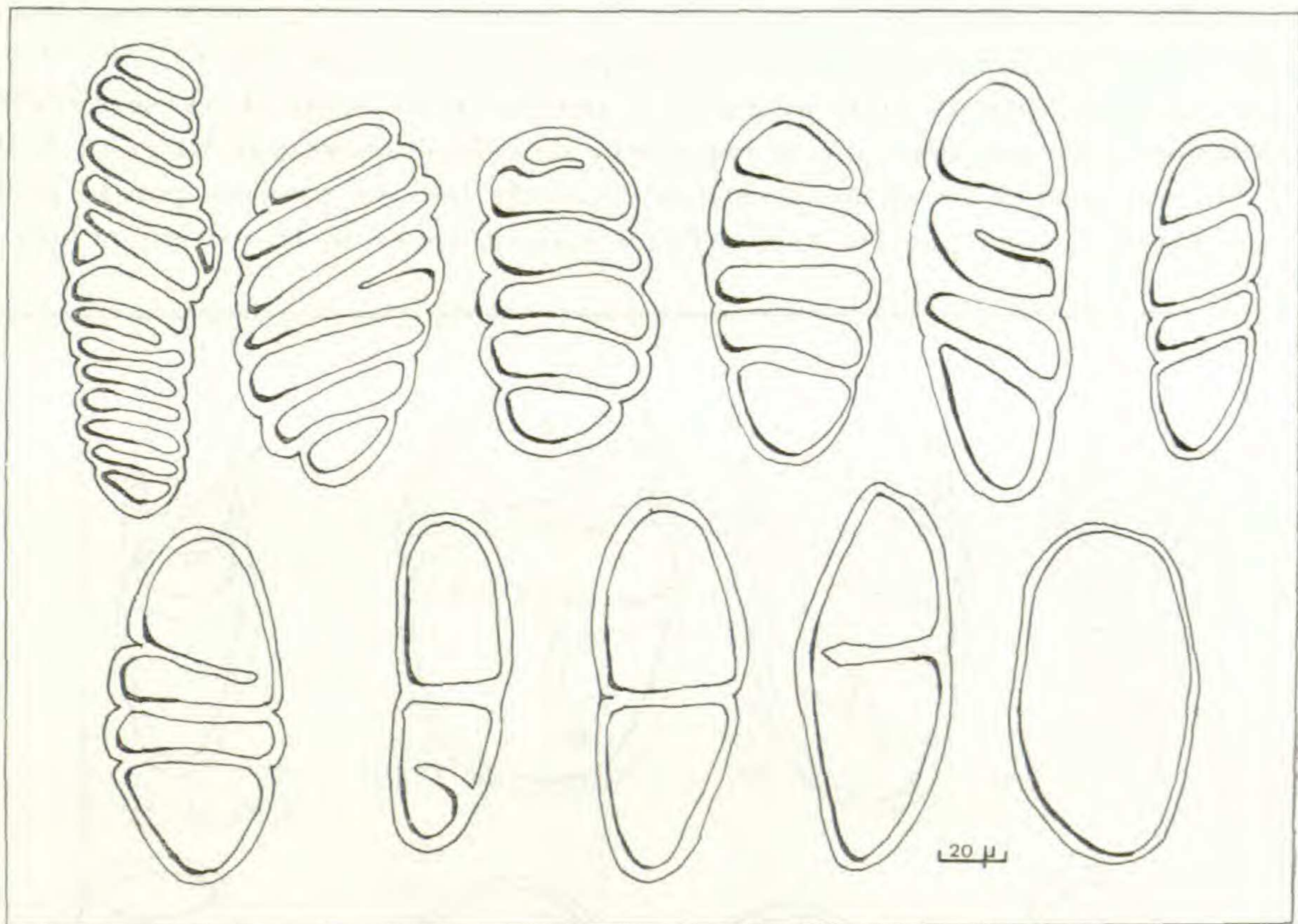


FIG. 5. — Dessin présentant l'évolution de la perforation scalariforme vers la perforation simple, par la régression du nombre des barres ; exemples relevés chez **Hieronyma andina** Pax & Hoff.

Il faut noter que sur un même élément de vaisseau les types de perforations que nous venons d'énumérer peuvent se trouver associés indifféremment les uns avec les autres. Il n'est pas rare d'observer une perforation simple couplée à une perforation scalariforme de 1 à 6 barres. Lorsque deux perforations scalariformes se trouvent en association le nombre de barres peut être plus élevé. Les associations simple — scalariforme de transition, et scalariforme de transition — réticulée de transition sont fréquentes.

### CONCLUSION

Les formes moins courantes peuvent-elles être considérées comme des étapes dans une ou plusieurs séries évolutives de l'élément de vaisseau ? L'analyse des pourcentages des divers types relevés pour chaque espèce nous conduit à le penser. Si nous effectuons un classement des types scalariformes à échelons rectilignes suivant un ordre décroissant du nombre de ces échelons, nous assistons à la régression progressive de la paroi transversale de la perforation, par la suppression de demi-barre à chacune des étapes intermédiaires. Ceci se trouve réalisé chez *H. andina* où nous avons dénombré tous les types de cette série (fig. 5). Nous savons en effet que l'évolution tend vers la réalisation de la perforation simple. Les formes de perforations particulières que nous avons rapprochées des types réticulés représentent des types réticulés ayant perdu des portions plus ou moins importantes de leurs mailles et qui évoluent également vers la perforation simple (fig. 6).

Toutes ces observations nous amènent à penser qu'il existe deux séries évolutives de la perforation : une première, qui se rapproche de celle énoncée par MEYLAN & BUTTERFIELD (1975), qui part d'un élément réticulé-scalariforme, en passant par la perforation scalariforme normale puis par les perforations scalariformes de transition et qui aboutit

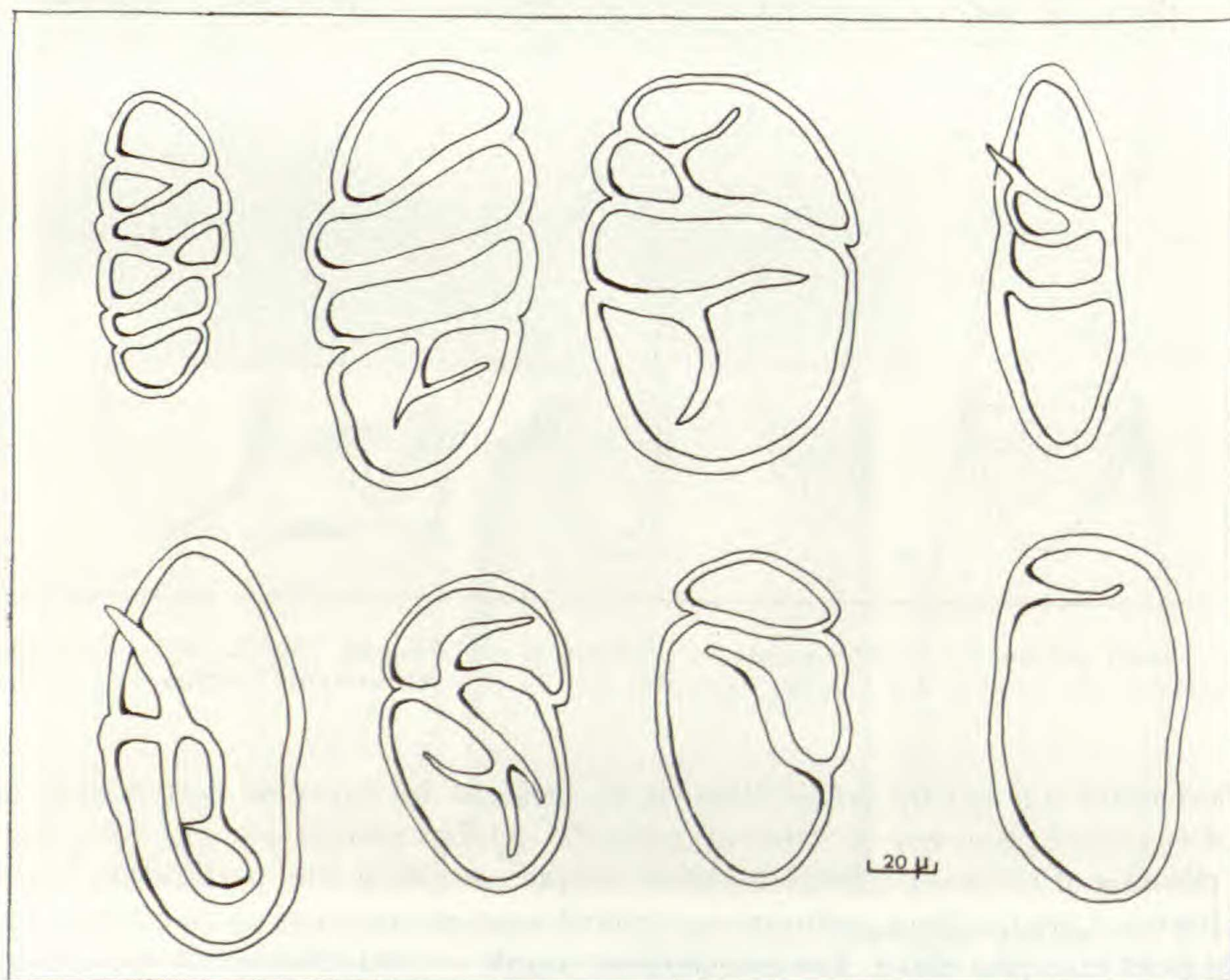


FIG. 6. — Dessin présentant l'évolution de la perforation réticulée vers la perforation simple ; exemples relevés chez *Hieronyma andina* Pax & Hoff.



à la perforation simple ; une deuxième qui aurait son point de départ parmi les perforations réticulées, et aboutirait à la perforation simple en passant par les formes réticulées de transition (fig. 6).

La présence de ces formes intermédiaires accuse le caractère primitif de l'élément de vaisseau. Pour vérifier cette hypothèse nous avons calculé le rapport des longueurs des fibres à celles des éléments de vaisseau. Ce rapport, selon BARETTA-KUIPERS (1976), est un indice de spécialisation. Un bois est d'autant plus primitif que la valeur du rapport se rapproche de l'unité. Le tableau II expose les résultats obtenus. Il apparaît que les bois les moins spécialisés ont les plus forts pourcentages en types de perforations intermédiaires.

*Hieronyma andina* et *H. chocoensis* ont des bois moins spécialisés par rapport à *H. alchorneoides*, *H. laxiflora*, et *H. asperifolia*. Ces trois dernières espèces semblent présenter des affinités (leur rapport, définissant leur degré de spécialisation, est de 2,3). Tandis que *H. caribæa*, beaucoup plus évolué, ne possède que des perforations simples. Rappelons que ces degrés de spécialisation ne concernent qu'un seul critère anatomique : la perforation des vaisseaux.

TABLEAU II

ESPÈCES ET ÉCHANTILLONS	LF ( $\mu\text{m}$ )	LV ( $\mu\text{m}$ )	LF/LV	FT (%)	
<i>H. andina</i>	23538	2155	1044	2,06	18,99
<i>H. chocoensis</i>	21312	2992	1028	2,22	7,95
	22081	2241	1097		
<i>H. alchorneoides</i>	23169	2519	882	2,32	3,84
	14063	1909	872		
	8279	1516	796		
<i>H. laxiflora</i>	4480	2217	984	2,30	2,08
	9362	2647	835		
	9388	1645	1007		
	9670	2410	1270		
<i>H. asperifolia</i>	16431	2128	915	2,29	0,65
	23508	2567	1030		
<i>H. caribæa</i>	8280	2527	1298	2,43	0
	10605	2422	998		

(—)  
DEGRÉ DE SPÉCIALISATION  
▼ (+)

LF = longueur des fibres.

LV = longueur des éléments de vaisseaux (terminaisons comprises).

FT = pourcentages de perforations de type intermédiaire.

Bien que ce caractère (= présence de perforations intermédiaires) n'apparaisse que de façon sporadique, il semble avoir une portée significative sur le plan de l'évolution. D'où la nécessité d'un examen minutieux de ces structures tant sur le plan descriptif que quantitatif.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAILEY, I. W., 1944. — The development of vessels in Angiosperms and its significance in morphological research. *Amer. J. Bot.* 31 (7) : 421-428.
- BAILEY, I. W. & HOWARD, R. A., 1941. — The comparative morphology of the Icacinaceæ II. Vessels. *Journ. Arn. Arb.* 22 : 171-187.
- BAAS, P., 1976. — Some functional and adaptive aspects of vessel member morphology. In *Wood Structure in Biological and Technological Research, Leiden Bot. ser. 3* : 157-181.
- BARETTA-KUIPERS, T., 1976. — Comparative wood anatomy of Bonnetiaceæ-Theaceæ-Guttiferæ. In *Wood Structure in Biological and Technological Research, Leiden Bot. ser. 3* : 76-101.
- BENOIST, R., 1931. — Les bois de la Guyane Française. *Arch. Bot. Caen, Mém.* 5 (1), 292 p.
- BOUREAU, E., 1954-1956. — *Anatomie végétale*, P.U.F., Paris, 3 tomes.
- BUTTERFIELD, B. G. & MEYLAN, B. A., 1972. — Scalariform perforation plate development in *Laurelia novæ-zelandiæ* A. Cunn. : a scanning electron microscopy study. *Aust. J. Bot.* 20 : 253-259.
- BUTTERFIELD, B. G. & MEYLAN, B. A., 1975. — Simple to scalariform combination perforation plates in *Vitex lucens* Kirk (Verbenaceæ) and *Brachyglottis repanda* J. R. & G. Forst. (Compositæ). *I.A.W.A. Bull.* 1975 (3) : 39-41.
- ENGLER, A., 1931. — *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 19c, 251 p.
- HUTCHINSON, J., 1969. — Tribalism in the family Euphorbiaceæ. *Amer. J. Bot.* 56 (7) : 738-758.
- JACKSON, B. D., 1946. — *Index kewensis*, Oxford, Clarendon press.
- MEYLAN, B. A. & BUTTERFIELD, B. G., 1973. — Unusual perforation plates : observations using scanning electron microscopy. *Micron* 4 : 47-59.
- MEYLAN, B. A. & BUTTERFIELD, B. G., 1975. — Occurrence of simple, multiple and combination perforation plates in the vessels of New-Zealand woods. *New Zealand J. Bot.* 13 (1) : 1-18.
- VLIET VAN, G. J. C. M., 1976. — Wood anatomy of the Rhizophoraceæ. In *Wood Structure in Biological and Technological Research, Leiden Bot. ser. 3* : 20-75.